

N° d'enregistrement

au C.N.R.S.

3946

ARTICLE PRINCIPAL

Recouvrant en partie

LA THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES PHYSIQUES

présentée

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE PARIS

par

Monsieur Francis GALIBERT

pour obtenir
le grade de Docteur Es-Sciences

Sujet de la thèse :

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU RNA 5 S

Soutenue le 7/1/1970.

devant la Commission d'Examen
M. F. GROS Président
F. CHAPPEVILLE Examineurs
J.M. DUBERT
M. BOIRON



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550203_0016

Maturation et intégration du RNA 5 S au cours de la biosynthèse de la particule ribosomale 50 S

F. GALIBERT, M. E. ELADARI, A. HAMPE et M. BOIRON

Laboratoire d'Hématologie Expérimentale, Centre Hayem, Hôpital Saint-Louis, Paris

(Reçu le 25 août/19 décembre 1969)

It is well known that protein synthesis is stopped either by chloromycetin or by starvation of an essential amino acid for a RC^{rel} strain, ribosomal RNA synthesis continues but products do not appear in 50 S and 30 S ribosomes. It has also been shown that 5 S RNA synthesis is altered by the addition of chloromycetin but in an unknown manner. In this paper we report that:

(a) during amino-acid starvation of a RC^{rel} strain of *Escherichia coli*, 5 S RNA is transcribed as 5 S relax RNA located outside the ribosomes, in the supernatant fraction;

(b) this 5 S RNA which is slightly longer than the normal product is convertible into a true 5 S RNA when protein synthesis is restored after blockage of RNA synthesis by actinomycin;

(c) part of the 23 S RNA from a 25 S particle appears after resumption of protein synthesis in a 40 S particle which contains normal 5 S RNA;

(d) a pool of 5 S precursor RNA exists outside the 50 S ribosome. This 5 S precursor RNA is isolated;

(e) this precursor which is isolated from the $105000\times g$ supernatant fraction after pulse labelling, migrates on gel electrophoresis between 5 S relax RNA and true 5 S RNA.

La biosynthèse des ribosomes bactériens procède par étapes successives comme le démontre la mise en évidence de toute une série de particules ribonucléoprotéiques intermédiaires entre les RNA 23 S et 16 S d'une part et les ribosomes 50 S et 30 S d'autre part, soit par l'utilisation de faibles doses de chloromycétine [1], soit par marquages [2–4], soit par l'utilisation de certains mutants déficients pour la maturation des ribosomes [5], ou encore par carence en acide aminé d'une souche RC^{str} [6]. Après avoir pu montrer que le RNA 5 S devait être considéré comme un véritable RNA ribosomal [7], nous nous sommes posés la question de savoir à quelle étape de la biosynthèse des ribosomes il devait s'associer. Nous avons précédemment montré que l'inhibition de la synthèse des protéines par de fortes doses de chloromycétine ne permettait pas de mettre en évidence un RNA, semblable en tout point au RNA 5 S, ni sur les particules 25 S ni dans le surnageant de préparation de ces particules [8]. Plus récemment, nous avons rapporté que la particule 38 S qui peut être préparée par marquage pendant la période de carence en acide aminé d'une souche RC^{str} était encore dépourvue de RNA 5 S [6]. L'étude des RNA synthétisés pendant la carence en acide aminé d'une souche *E. coli* RC^{rel} permet de mettre en évidence, en dehors des particules 25 S et 18 S, un RNA 5 S relax qui peut être considéré comme un véritable précurseur du RNA 5 S; ce précurseur plus long, de

quelques nucléotides, s'associe après maturation à une particule 40 S elle-même précurseur du ribosome 50 S.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Souche bactérienne et milieux de culture

Nous avons utilisé la souche d'*E. coli* PA1 (arginine⁻ thiamine⁻ RC^{rel}) isolée par le Dr. Lavalle et cultivée dans un milieu minéral additionné de 5 g/l de glucose, 0,1 μ g/ml de thiamine et d'une quantité variable d'arginine.

Obtention des particules 25 S et 18 S

Pour l'obtention des particules *relax*, les bactéries étaient cultivées avec une dose limitante d'arginine (6 μ g/ml). L'introduction dans la culture de guanosine tritiée (2 μ C/ml et 20 μ M) avait lieu 30 min après le début de l'arrêt de croissance. Après 60 min de marquage, les bactéries étaient récoltées par centrifugation, puis lavées par remise en suspension et centrifugation, soit dans un tampon Tris 10 mM, pH 7,4, acétate de magnésium 0,1 mM, avant congélation, soit dans du Tris 0,12 M, pH 8, pour les expériences de chasse.

Traitement à l'actinomycine et chasse de la radioactivité

Pour sensibiliser les bactéries à l'action de l'actinomycine le culot bactérien était remis en

suspension dans du Tris 0,12 M, pH 8, [9] porté à 37° pendant 1 min puis additionné d'EDTA à la concentration finale de 0,5 mM. Après 10 min à 37°, les bactéries étaient diluées dans du milieu à 37° contenant de l'actinomycine (10 µg/ml), de la guanosine (0,1 mM) mais sans arginine. 1 min après la remise en culture la chasse des particules 25 S et 18 S était démarrée par addition d'un mélange comprenant de l'arginine, de l'extrait de levure (Difco) et de l'hydrolysate acide de caséine (Difco). Après 45 min de chasse, les bactéries étaient récoltées sur glace pilée, centrifugées, lavées par resuspension dans du Tris 10 mM, pH 7,4, acétate de magnésium 0,1 mM et centrifugées à nouveau. Après un tel traitement à l'EDTA, les bactéries deviennent complètement sensibles à l'actinomycine comme le démontre l'absence complète d'incorporation de [32 P]P_i quand celui-ci est ajouté à la culture en même temps que le mélange arginine, extrait de levure et hydrolysate acide de caséine. Toutefois il convient d'ajouter l'actinomycine dans les 15 min au plus après le traitement à l'EDTA sinon il y a une récupération partielle de la part des bactéries traitées et l'efficacité du blocage de la transcription diminue. Cette récupération augmente si le délai entre le traitement à l'EDTA et l'addition d'actinomycine s'accroît.

Méthodes analytiques

Le broyage des bactéries et la préparation des extraits bruts, la sédimentation en gradient de saccharose, l'extraction des RNA, la chromatographie

sur albumine méthylée, l'électrophorèse sur gel de polyacrylamide ont été faits comme précédemment décrit [6].

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Synthèse des RNA pendant la carence en acide aminé

La privation en acide aminé spécifique d'une culture d'*E. coli* à contrôle *relax* se traduit par l'arrêt de la synthèse des protéines et la persistance de celle des RNA qui apparaissent dans des particules 25 S et 18 S [10, 11]. L'analyse des RNA contenus dans la particule 25 S montre que celle-ci est formée de RNA 23 S, mais est complètement dépourvue de RNA 5 S (Fig. 1). Par contre, l'analyse des RNA synthétisés pendant la période de carence et se situant dans la partie haute de gradient de séparation des particules montre qu'en dehors du RNA de transfert, on peut mettre en évidence un RNA qui, en gel de Sephadex G-100, migre comme le RNA 5 S, en colonne d'albumine méthylée, après lui (Fig. 2A) et en électrophorèse, très légèrement moins vite (Fig. 2B). Cette situation rappelle donc tout à fait celle décrite avec la chloromycétine [8]. A partir de maintenant nous désignerons ce RNA en raison de ces conditions d'obtention et de ses caractéristiques de migration par le vocable de RNA 5 S *relax*. La première question qui se pose dès lors est la suivante: le RNA 5 S est-il normalement transcrit avec les autres RNA ribosomiaux pendant la période de carence, ou en d'autres termes le RNA 5 S *relax* correspond-il au produit de

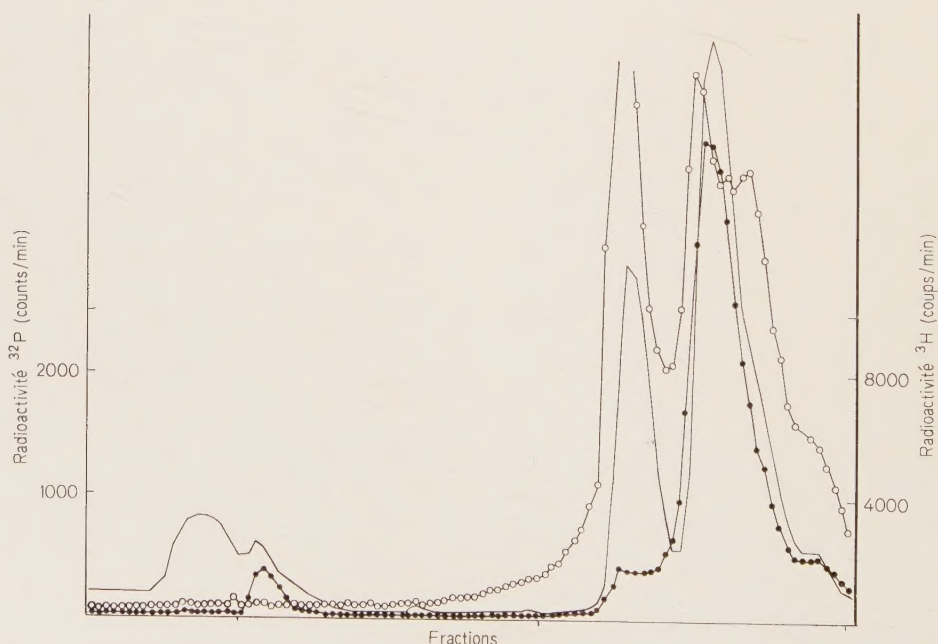


Fig. 1. Chromatographie sur colonne d'albumine méthylée. ○, [3 H]RNA extrait des particules *relax* 25 S et 18 S; ●, [32 P]RNA extrait de ribosomes 50 S marqué longuement; —, absorbance à 260 nm RNA total froid témoin

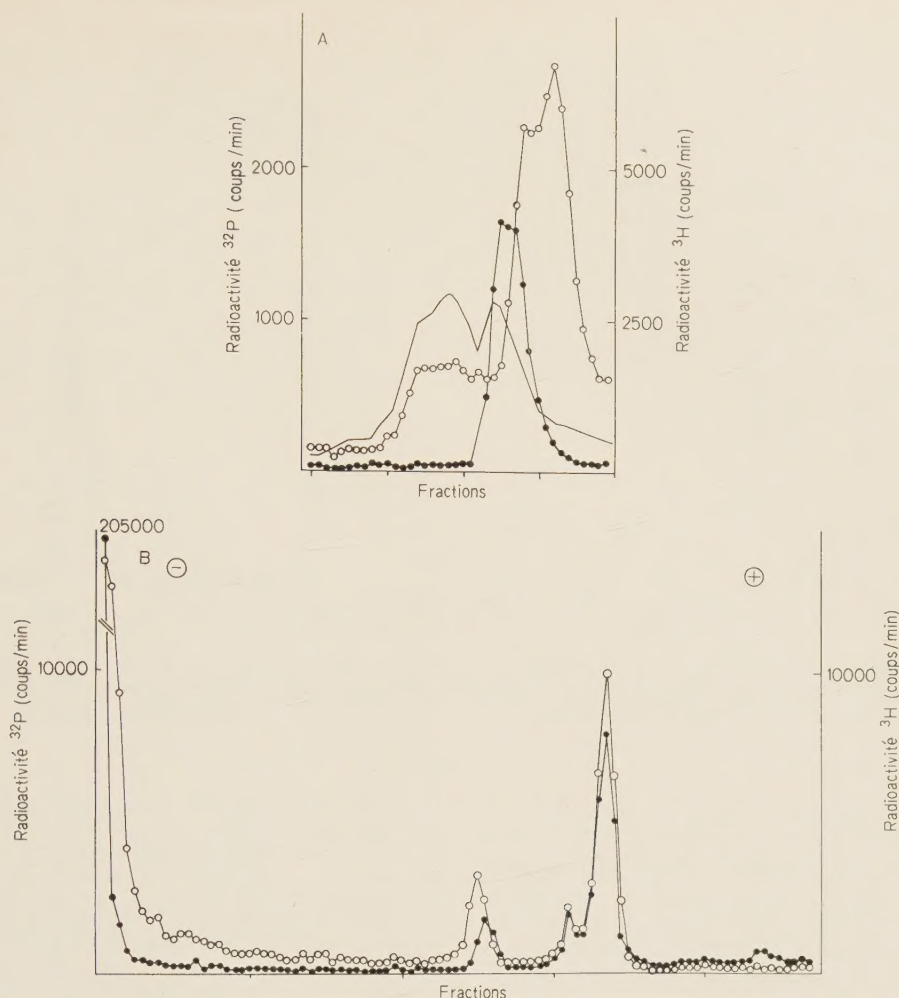


Fig. 2. Mise en évidence du RNA 5 S relax synthétisé pendant la carence en acide aminé et se situant dans la partie haute du gradient de sédimentation des particules 25 S et 18 S. (A) Chromatographie sur colonne d'albumine méthylée: le haut du gradient de sédimentation des particules relax est repris, les RNA extraits, filtrés sur Sephadex G-100; le matériel du pic de RNA 5 S repris et chargé sur une colonne d'albumine méthylée. ○, [^3H]RNA relax; ●, [^{32}P]RNA ribosomes 50 S normaux; —, absorbance à 260 nm RNA total témoin; (B) électrophorèse sur gel à 10% de polyacrylamide: ○, [^3H]RNA relax se situant dans la partie haute du gradient de séparation des particules relax; ●, [^{32}P]RNA total de *E. coli* marqué longtemps pendant la phase exponentielle de croissance

la transcription du gène 5 S? Pour répondre à cette question, nous avons fait une expérience de chasse de la radioactivité incorporée pendant la période de carence, en faisant reprendre la synthèse des protéines par addition d'arginine, tout en bloquant avec de l'actinomycine celle des RNA. La Fig. 3 montre que la radioactivité après 45 min de chasse se répartit en plusieurs pics, démontrant que les RNA des particules 25 et 18 S ont été chassés dans des ribosomes 50 S et 30 S et dans des particules 40 S et 25 S. L'analyse des RNA contenus dans les particules 50 S, 40 S, et dans la partie haute du gradient montre:

a) que le ribosome 50 S synthétisé pendant la période de chasse est constitué de RNA 23 S et de RNA 5 S (Fig. 4);

b) que la particule 40 S est constituée de RNA 23 S et de RNA 5 S également (Fig. 5);

c) qu'il n'y a plus dans la partie haute du gradient de RNA 5 S relax (Fig. 6).

On peut donc déduire de ces expériences que le RNA 5 S a été transcrit pendant la période de carence en acide aminé, tout comme les autres RNA ribosomaux, puisque les particules 40 S et 50 S sont porteuses de RNA 5 S mature. Comme le RNA 5 S relax et le RNA 5 S mature ont des propriétés chromatographiques et électrophorétiques très voisines et que les RNA 5 S relax et 23 S sont synthétisés en période de carence dans un rapport moléculaire voisin de 1, on peut en conclure que le RNA 5 S relax est le produit de la transcription du gène 5 S. Résultat tout à fait en accord avec celui de Forget

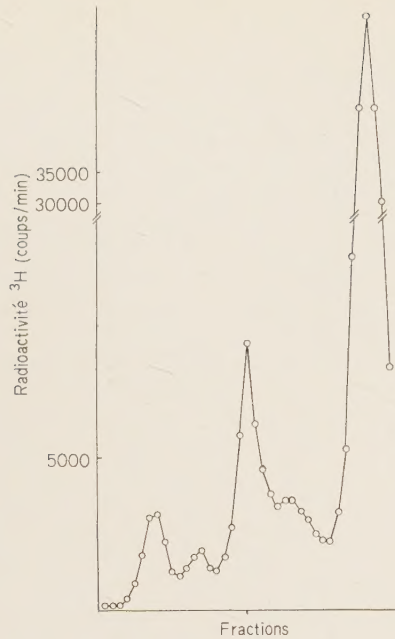


Fig. 3. Sédimentation en gradient de saccharose de $[^3\text{H}]$ guanosine incorporée pendant la carence en acide aminé, puis chassée par addition conjointe d'arginine et d'actinomycine

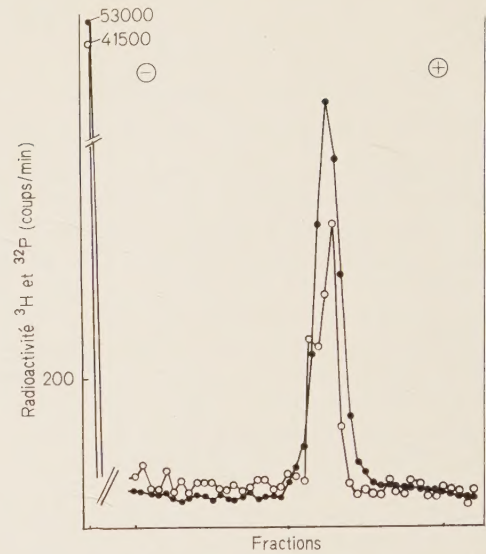


Fig. 5. Electrophorèse sur gel de polyacrylamide à 10%. O, $[^3\text{H}]$ RNA extraits de la particule 40 S; ●, $[^{32}\text{P}]$ RNA de ribosomes 50 S témoins

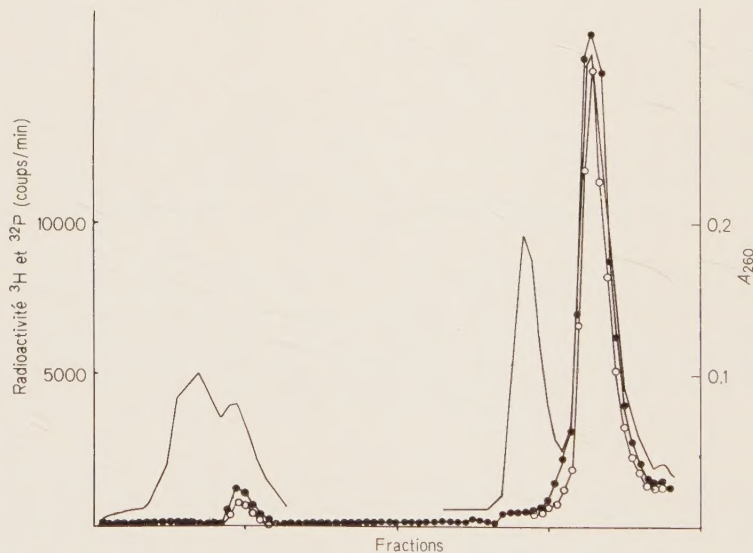


Fig. 4. Chromatographie en colonne d'albumine méthylée des RNA de ribosomes 50 S synthétisés par addition d'arginine et d'actinomycine à une culture d'E. coli *RCrel* carencée. O, $[^3\text{H}]$ RNA ribosomes 50 S après chasse; ●, $[^{32}\text{P}]$ RNA ribosomes 50 S témoins; —, absorbance à 260 nm de RNA total froid témoin

et Jordan [12] qui ont récemment montré que les RNA 5 S mature et «chloromycétine» avaient des hydrolysats à la RNase T_1 identiques — or on sait que le RNA 5 S «chloromycétine» est lui-même l'homologue du RNA 5 S *relax* (même condition d'apparition en l'absence de synthèse des protéines, même localisation cellulaire, même comportement électrophorétique et chromatographique). De plus,

puisque le RNA 5 S *relax* est convertible en RNA 5 S vrai, lorsque la maturation des ribosomes peut se poursuivre, cela montre qu'il ne doit pas être considéré comme un produit anormal mais plutôt comme un précurseur du RNA 5 S.

Les $[^3\text{H}]$ RNA extraits des ribosomes 50 S synthétisés pendant la période de chasse, ainsi que ceux des particules 40 S ont été additionnés, comme pour

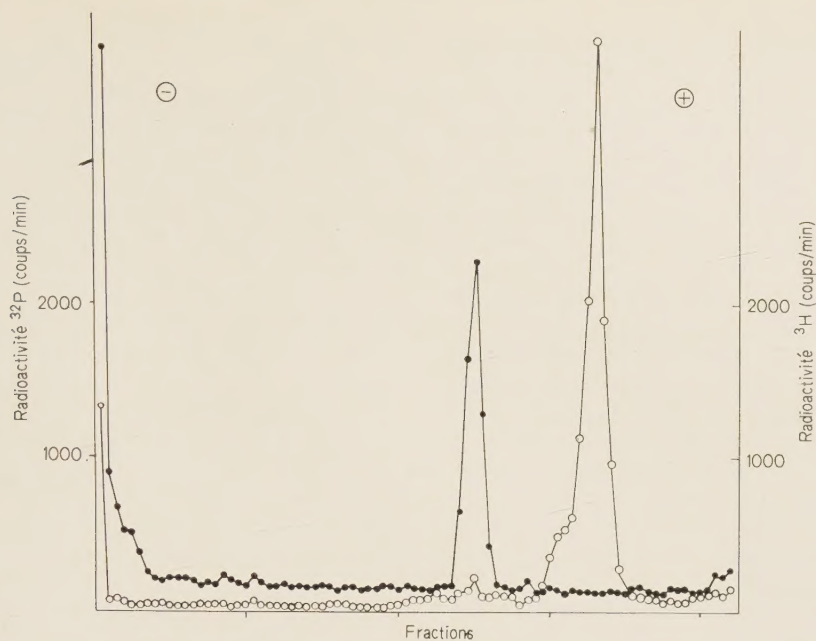


Fig. 6. *Electrophorèse sur gel de polyacrylamide à 10 %*. O, [^3H]RNA sédimentant dans la partie haute du gradient après chasse des particules relax; ●, [^{32}P]RNA de ribosomes 50 S normaux

Tableau 1. *Tableau représentatif du pourcentage de radioactivité portée par le RNA 5 S par rapport à celui du RNA 23 S dans différentes particules*

Les chiffres inscrits dans la 1^{ère} et la 2^{ème} colonnes correspondent au pourcentage que représente la radioactivité du pic 5 S RNA par rapport à la radioactivité ne pénétrant pas dans le gel à 10 % et qui peut être considérée dans ces expériences comme correspondant au RNA 23 S. Le chiffre de la 3^{ème} colonne exprime la charge en radioactivité correspondant au RNA 5 S de la particule considérée. Le chiffre de 1,01 correspondant à la valeur obtenue pour des ribosomes 50 S témoins sert de référence

Particules	Radioactivité		
	^3H	^{32}P	$^3\text{H}/^{32}\text{P}$
	%	%	
50 S normaux	3,8	3,7	1,01
50 S chassé	3,5	4	0,88
40 S	3	4	0,75

les expériences rapportées dans les Fig. 4 et 5 de [^{32}P]RNA de ribosomes 50 S marqués longuement en phase exponentielle de croissance. Ils ont été ensuite analysés par électrophorèse sur gel de polyacrylamide à 10 %. La quantité de radioactivité incluse dans le pic de RNA 5 S a été rapportée à celle ne pénétrant pas dans le gel et que l'on peut attribuer, compte tenu des conditions de l'expérience au seul RNA 23 S. Au cours de cette électrophorèse, dans un troisième gel, a été analysé un mélange de [^3H]guanosine RNA et [^{32}P]RNA provenant de ribosomes 50 S matures normaux, afin de tenir compte des

compositions en bases différentes des RNA 23 S et 5 S. Pour chaque gel d'électrophorèse, et pour chaque marqueur radioactif, le pourcentage que représente le RNA 5 S par rapport au RNA 23 S a été calculé. L'étude du rapport de ces pourcentages montre qu'il y a un déficit en radioactivité dans le pic de RNA 5 S des ribosomes 50 S chassés et des particules 40 S par rapport aux ribosomes témoins normaux (Tableau 1). Ceci pourrait s'expliquer de plusieurs façons qui ne s'excluent d'ailleurs pas: une transcription quantitativement altérée, une conversion quantitativement altérée, l'existence d'un précurseur du RNA 5 S extérieur aux ribosomes. A ces trois raisons pourrait s'ajouter pour la particule 40 S l'existence d'une liaison plus faible entre le RNA 5 S et cette particule.

Mise en évidence d'un précurseur du RNA 5 S extérieur aux ribosomes

L'hypothèse de l'existence d'un précurseur du RNA 5 S extérieur aux ribosomes 50 S est intéressante à considérer dans la mesure où le RNA 5 S relax diffère structuralement du RNA 5 S, pourrait représenter ce précurseur. Cette hypothèse est d'ailleurs soutenue par l'examen des courbes d'incorporation de précurseur radioactif dans les différents RNA [7] courbes qui sont d'ordre supérieur à 1 et donc compatibles avec l'existence d'un tel précurseur [13].

Si après un marquage relativement court on constate au niveau des ribosomes 50 S un retard dans

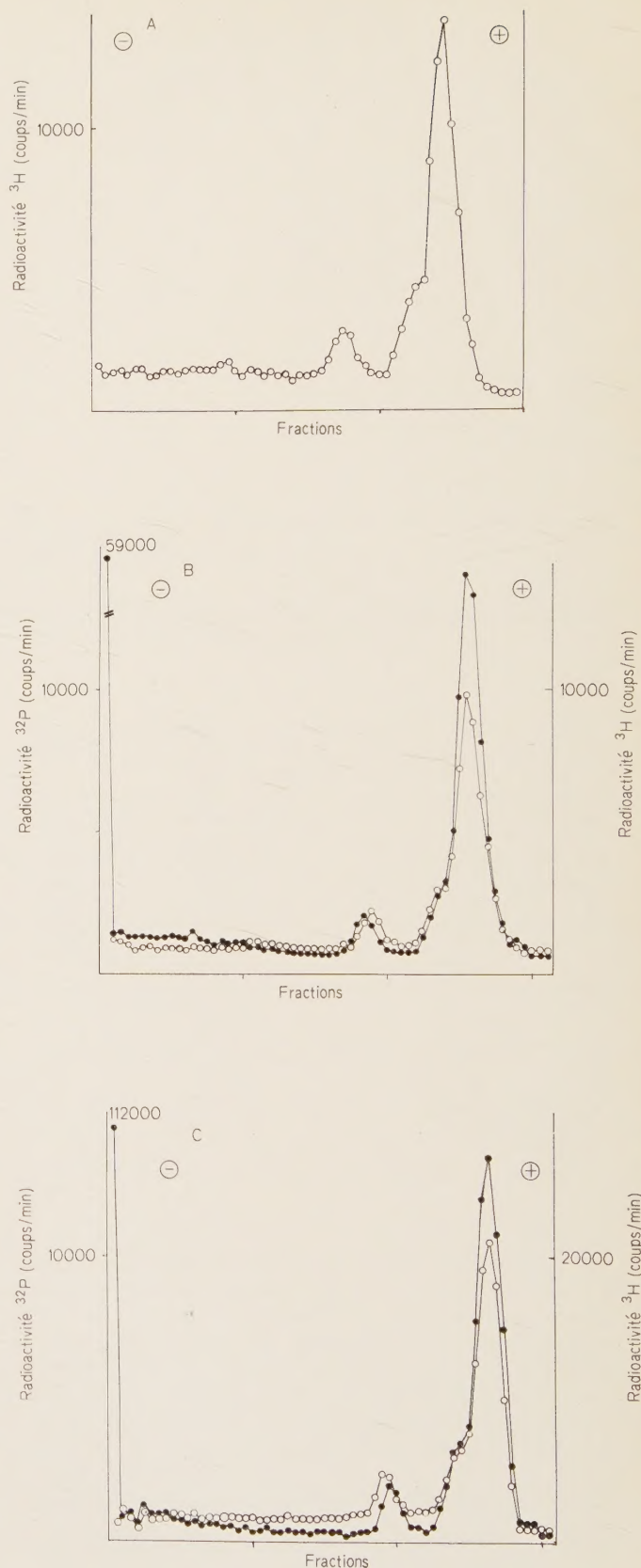
le marquage du RNA 5 S par rapport au RNA 23 S, cela ne peut être que la conséquence d'un précurseur extraribosomal du RNA 5 S, puisque Kaempfer et Meselson [14] ont montré qu'il n'y avait pas d'échange de RNA 5 S au niveau du ribosome 50 S achevé, et que par ailleurs, nous-mêmes avons montré qu'il y avait autant de molécules de RNA 5 S que de molécules de RNA 23 S synthétisées par unité de temps [7].

Cette hypothèse a été testée de la façon suivante: une culture en croissance exponentielle a été marquée au $[^{32}\text{P}]\text{P}_i$ pendant 10 min, 20 min et 90 min. Les RNA des ribosomes 50 S correspondant à chacun de ces temps de marquage ont été extraits et cosédimentés par centrifugation dans un gradient de saccharose avec du RNA de ribosome 50 S marqués longuement avec de la guanosine tritiée. Les quantités de radioactivité ^{32}P et ^3H incluses dans chaque pic de RNA ont été calculées. Les rapports de ces quantités: $^{32}\text{P}/^3\text{H}$, calculés pour chaque RNA 23 S et 5 S puis comparés l'un à l'autre, montrent sans ambiguïté que les molécules de RNA 5 S synthétisées en même temps que celles de RNA 23 S arrivent plus tardivement sur les ribosomes 50 S. Ce qui démontre l'existence d'un précurseur du RNA 5 S extérieur aux ribosomes (Tableau 2). Ces résultats sont à

Tableau 2. Cinétique de marquage des RNA du ribosome 50 S. Le pourcentage de RNA 5 S radioactif par rapport au RNA 23 S radioactif a été calculé en considérant qu'à 90 min le délai apporté par le précurseur était annulé et que le chiffre de 1,14 correspondait à 100%; l'extrait bactérien a été préparé avec du Tris 10 mM, acétate de magnésium 0,1 mM et on sait que dans ces conditions il n'y a pas de tRNA attaché à la particule 50 S. Les RNA ont été analysés par sédimentation dans un gradient de concentration de saccharose 5% à 20%, centrifugation 3 h 45 à 50000 tours/min à 4°

Temps de marquage	Rapport de radioactivité $^{32}\text{P}/^3\text{H}$			RNA 5 S radioactif par rapport au 23 S radioactif
	RNA 5 S	RNA 23 S	5 S/23 S	
min				%
10	0,1	0,143	0,7	61
20	0,19	0,18	1,05	92
90	0,6	0,525	1,14	100

Fig. 7. Mise en évidence d'un RNA précurseur de RNA 5 S. Après un marquage de 3 min avec de la $[^3\text{H}]$ guanosine (2 $\mu\text{C}/\text{ml}$, 1 μM), les bactéries ont été broyées dans un tampon Tris 10 mM, pH 7,4, acétate de magnésium 10 mM en présence de 20 μg de DNase (sans RNase); les ribosomes sont sédimentés à $105000 \times g$ pendant 4 h, les 2/3 de la partie supérieure repris et les RNA extraits avec du dodecyl sulfate de sodium et du phénol. Après précipitation et dissolution dans un tampon chlorure de sodium 0,1 M, acétate de sodium 0,01 M, pH 5, les RNA ont été séparés par électrophorèse dans un gel à 10% de polyacrylamide. (A) O, $[^3\text{H}]$ RNA seul; (B) O, $[^3\text{H}]$ RNA additionné de $\bullet$ $[^{32}\text{P}]$ -RNA provenant de bactéries RC^{rel} carencées en acide aminé et marquées pendant 1 heure; (C) O, $[^3\text{H}]$ RNA additionné de $\bullet$ $[^{32}\text{P}]$ RNA provenant de bactéries en croissance exponentielle, marquées longuement



rapprocher de ceux obtenus avec *Bacillus subtilis* [15] et la cellule *HeLa* [16].

Compte tenu des résultats de cinétique qui démontrent l'existence d'un précurseur et sa localisation extra-ribosomale, nous avons recherché ce dernier de la façon suivante. Une culture en croissance exponentielle a été marquée avec de la guanosine tritiée pendant 3 min, puis récoltée. Après broyage, les ribosomes ont été sédimentés, le surnageant $105\,000 \times g$ a été repris et les RNA extraits. La Fig. 7A montre qu'on peut mettre en évidence par électrophorèse sur gel de polyacrylamide à 10%, en dehors du RNA de transfert, un autre RNA retardé par rapport à ce dernier. On doit noter que toute la radioactivité a pénétré dans le gel et par conséquent ce RNA ne peut correspondre à du RNA 5 S apporté par des ribosomes 50 S contaminant le surnageant $105\,000 \times g$. La comparaison de la migration électrophorétique de ce RNA, que nous appellerons p 5 S RNA, avec celle du RNA 5 S *relax* et du RNA 5 S mature montre qu'elle est intermédiaire (Fig. 7B et 7C).

Or, on sait que la vitesse de migration en gel de polyacrylamide des RNA est une fonction de leur longueur [17]. La différence de migration entre le RNA 5 S *relax* et le RNA 5 S mature pourrait dès lors s'expliquer par l'existence d'environ 4 nucléotides supplémentaires dans le RNA 5 S *relax*. Résultat tout à fait en accord avec ceux des électrophorèses bidimensionnelles des hydrolysats à la RNase T₁ du RNA 5 S «chloromycétine» de Forget et Jordan [12]. Puisque le p 5 S RNA a une migration intermédiaire entre celle du RNA 5 S *relax* et 5 S mature, cela suggère qu'il doit avoir en moyenne 122 nucléotides. On ne peut dès lors douter qu'il s'agisse du précurseur du RNA 5 S. Néanmoins, la longueur de la chaîne polynucléotidique n'est sûrement pas le seul élément caractéristique de ces RNA, car si une différence de quelques nucléotides est suffisante pour expliquer leur migration particulière en gel de polyacrylamide, elle n'explique vraisemblablement pas l'aussi grande rétention du RNA 5 S *relax* sur colonne d'albumine méthylée (Fig. 2A), rétention qui est plus sûrement due à une structure secondaire différente.

Association du RNA 5 S aux précurseurs du ribosome 50 S

Nous avons montré récemment que la particule 38 S qui peut être mise en évidence par marquage des bactéries RC^{str} ne possède pas encore de RNA 5 S [6]. Par contre la particule 40 S qui s'accumule après addition d'arginine en présence d'actinomycine chez des souches RC^{rel} porte du RNA 5 S (Fig. 5). Tout récemment par l'utilisation de faibles doses de chloromycétine Osawa *et al.* [1] ont isolé des particules 40 S et montré par filtration sur Sephadex G-100 qu'elles portaient un peu de RNA 5 S. Mais en raison

d'une proportion moléculaire 5 S/23 S montrant un déficit en RNA 5 S, ces auteurs concluaient qu'il devait plutôt s'agir d'une contamination et que le RNA 5 S devait s'associer à un stade ultérieur. En fait le degré de purification des particules 40 S, tel qu'on peut l'obtenir par une 2^{ème} sédimentation en gradient de saccharose et la quantité de RNA 5 S trouvée dans cette particule permettent d'écarter l'hypothèse d'une contamination par des ribosomes 50 S. Dans ces conditions, la contamination des particules 40 S ne pourrait provenir que du RNA 5 S précurseur, non encore associé et libre dans le surnageant. Mais, comme nous le montre l'électrophorèse en gel de polyacrylamide, cette deuxième possibilité ne peut être retenue car le RNA 5 S porté par la particule 40 S migre comme le RNA 5 S (Fig. 5) et non comme ses précurseurs (Fig. 7). Cela suggère que le RNA 5 S porté par la particule 40 S n'est pas un artefact, et que l'attachement du RNA 5 S se situe bien entre les stades 38 S et 40 S, précurseurs des ribosomes 50 S.

CONCLUSIONS

Les résultats rapportés ici permettent d'envisager que le RNA 5 S est transcrit sous la forme d'un polynucléotide très légèrement plus long que la forme mature de ce RNA qui se trouve dans les ribosomes 50 S. Celui-ci ne s'associe aux particules ribosomales qu'après avoir subi un certain nombre de modifications de sa structure primaire, consistant en un raccourcissement de quelques nucléotides, et probablement de sa structure secondaire. Le RNA 5 S ainsi modifié peut alors s'associer à une particule ribosomale pour donner une particule 40 S précurseur du ribosome 50 S.

La possibilité de mettre en évidence dans le surnageant $105\,000 \times g$ un RNA ayant une migration électrophorétique intermédiaire entre celle du RNA 5 S *relax* (124 nucléotides) et du RNA 5 S mature (120 nucléotides) montre que l'élimination de quelques nucléotides supplémentaires, n'est sûrement pas due à l'action d'une endonucléase spécifique mais plutôt d'une exonucléase, et que cette activité enzymatique est localisée en dehors des ribosomes.

Enfin on doit noter que le RNA 5 S persiste sous une forme immature aussi longtemps que la maturation des ribosomes est bloquée. S'il est actuellement difficile d'avancer une hypothèse sur la relation qui unit ces deux faits, nous pouvons cependant remarquer que la maturation des ribosomes jusqu'au stade 38 S ne permet ni celle du RNA 5 S ni son attachement, alors que la maturation des particules jusqu'au stade 40 S permet tout à la fois la maturation du RNA 5 S et son attachement. Certes il est encore impossible de préciser si la seule différence qui existe entre la particule 38 S et la particule 40 S réside dans l'absence ou la présence du RNA 5 S ou bien s'il existe en plus une différence dans leur composition en protéine.

Les auteurs remercient vivement le Professeur F. Gros pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail, ainsi que le Dr. F. Ben Hamida qui a eu l'obligeance de nous fournir la souche *E. coli* RC^{rel} PA₁ et les laboratoires Merck, Sharp et Dohme qui nous ont donné l'actinomycine, ainsi que Mademoiselle F. Sanfourche pour sa très précieuse collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

1. Osawa, S., Otaka, E., Itoh, T., et Fukui, T., *J. Mol. Biol.* 40 (1969) 321.
2. McCarthy, B. J., Britten, R. J., et Roberts, R. B., *Biophys. J.* 2 (1962) 57.
3. Mangioretta, G., Apirion, D., Schlessinger, D., et Silengo, L., *Biochemistry*, 7 (1968) 456.
4. Kono, M., et Osawa, S., *Biochem. Biophys. Acta*, 87 (1964) 326.
5. Lewandowski, L., et Brownstein, B., *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 25 (1966) 564.
6. Galibert, F., Eladari, M. E., Larsen, C. J., et Boiron, M., *Eur. J. Biochem.* sous presse accepté MS 1407.
7. Galibert, F., Lelong, J. C., Larsen, C. J., et Boiron, M., *Biochem. Biophys. Acta*, 142 (1967) 89.
8. Galibert, F., Lelong, J. C., et Larsen, C. J., *C. R. Acad. Sci.* 265 (1967) 279.
9. Leive, L., *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 53 (1965) 745.
10. Gordon, J., et Boman, H. G., *J. Mol. Biol.* 9 (1964) 638.
11. Neidhart, F. C., et Eidlic, L., *Biochem. Biophys. Acta*, 68 (1963) 380.
12. Forget, B. J., et Jordan, B., communication personnelle.
13. Britten, R. J., et McCarthy, B. J., *Biophys. J.* 2 (1963) 49.
14. Kaempfer, R., et Meselson, M., *J. Mol. Biol.* 34 (1968) 703.
15. Morell, P., et Marmur, J., *Biochemistry*, 7 (1968) 1141.
16. Knight, E., Jr., et Darnell, J. E., *J. Mol. Biol.* 28 (1967) 491.
17. Peacock, A. C., et Dingman, C. W., *Biochemistry*, 7 (1968) 668.

F. Galibert, M. E. Eladari, A. Hampe et M. Boiron
Laboratoire d'Hématologie Expérimentale, Hôpital Saint-Louis
2 Place du Docteur-Fournier, F-75 Paris-10, France

